

Schwachelektrische Fische: Ausweichreaktionen auf Störsender

Von Bernd Kramer

1 Einleitung

Die je nach Art bis zu 600 Volt starken elektrischen Entladungen von Zitteraal, Zitterrochen und Zitterwels, mit denen diese Tiere ihre Beute lähmen oder Feinde abwehren, sind zum Teil schon seit dem Altertum bekannt. Erst in der zweiten Hälfte unseres Jahrhunderts konnte dagegen die Funktion der pausenlos aktiven, schwachen elektrischen Organe der Vertreter zweier tropischer Knochenfischordnungen, der Nil-„Hechte“ (Mormyridae) Afrikas und der Messer-„Aale“ (Gymnotidae) Südamerikas aufgeklärt werden: sie sind der Senderteil eines ausgefeilten elektrischen Nahorientierungs- und Kommunikationssystems, das über angepaßte, hochempfindliche Sinnesorgane verfügt.

H. W. Lissmann von der Universität Cambridge entdeckte 1958 das aktive Elektroortungsvermögen in futterbelohnten Dressurversuchen mit dem Großnilhecht *Gymnarchus niloticus*, einem räuberischen, fast blinden Einzelgänger. In diesen Versuchen konnte der Großnilhecht zwei aufrecht stehende und mit Aquarienwasser gefüllte, poröse Porzellanzyylinder von 50 mm Außendurchmesser daran voneinander unterscheiden, welcher von beiden eine Glasröhre von 2 mm Durchmesser enthielt. Wurde der Durchmesser der Glasröhre auf 0,8 mm verringert, so gelang dem Fisch diese Unterscheidung nicht mehr.

Messeraale und Nilhechte können auch zwischen elektrischen Leitern und Nichtleitern unterscheiden. Diese Art von „Fernastsinn“ reicht allerdings nur bis etwa 10 cm im Umkreis. In je nach Spezies unterschiedlicher Weise dürfte er den Tieren von Nutzen sein beim Beutefang, bei dem Ausweichen vor Hindernissen und Gefahren sowie dem Auffinden von Verstecken.

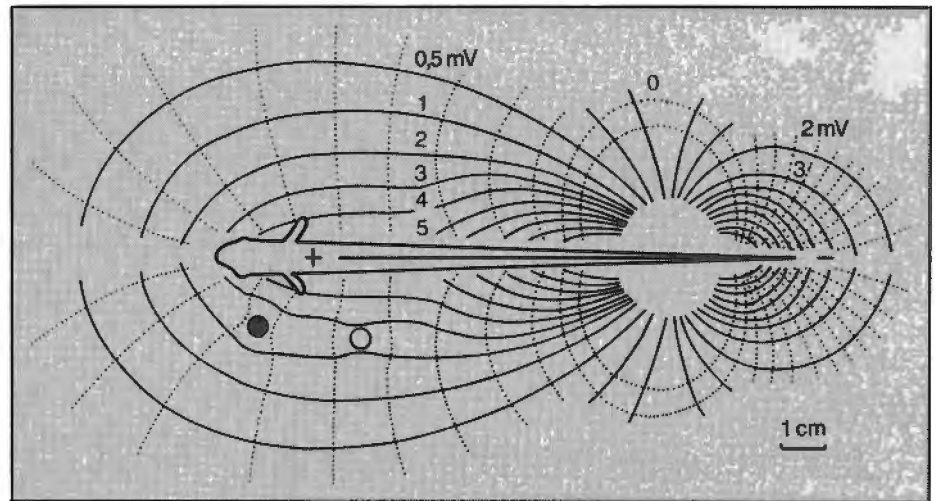
Im Vergleich zur Fähigkeit schwachelektrischer Fische, Gegenstände zu orten, ist die Reichweite des gegenseitigen Sich-Wahrnehmens mittels ihrer elektrischen Entladungen ungleich größer: sie liegt — abhängig von mehreren Faktoren — zwischen einem bis wohl drei Metern im Umkreis. Dies ermöglicht

den vorwiegend nachtaktiven und oft in undurchsichtig-trüben Gewässern lebenden Tieren gegenseitiges Sich-Erkennen und Austausch sozialer Signale, ohne daß Räuber anderer Knochenfischordnungen (abgesehen vielleicht von sensiblen Welsen, z. B. dem afrikanischen Zitterwels) hiervon etwas bemerken.

Die elektrischen Sende- und Empfangssysteme der nicht näher miteinander verwandten afrikanischen Nilhechte und südamerikanischen Messeraale müssen in der Evolution unabhängig voneinander (konvergent) entstanden sein; trotzdem weisen beide erstaunlich weitgehende Übereinstimmungen auf. Das Gesamtsystem (knappe Übersicht: Scheich 1982) besteht aus drei Teilen: 1. dem elektrischen Organ und seinen neuralen Kommandostrukturen (Übersicht: Bennett 1971), 2. den empfindlichen Elektrozepthorganen in der Haut, sowie 3. den für die Auswertung elektrosensibler Information spezialisierten, mächtig entwickelten Gehirnteilen (Übersicht: Bullock 1982; s. auch Bullock und Heiligenberg 1986).

Die elektrischen Organe bestehen aus wenigstens 100 serial hintereinander angeordneten, scheibenförmigen Elektrocyten, die „geldrollenartig“ in einer straffen Bindegewebsscheide stecken. Wenigstens 4 solcher Elemente sind parallel nebeneinander angeordnet. Die Elektrocyten sind entwicklungsgeschichtlich Muskelzellen (Ausnahme: die Messeraal-Familie Apteronotidae); sie haben zwar ihre Kontraktilität, nicht aber ihre elektrische Erregbarkeit verloren. Elektromotoneurone des Rückenmarks innervieren jede Elektrocyte; sie erregen diese synchron. Die Einzelpotentiale der Elektrocyten sind in der Körperlängsachse ausgerichtet; sie addieren sich wie in einer Serienschaltung von Batterien. Die Elektromotoneurone unterstehen ihrerseits einem Schrittmacherkern im hinteren Hirnstamm (Medulla). Dieser Schrittmacherkern erhält Eingänge von höheren Hirnzentren. Elektrischer Strom wird im Fischkörper gut geleitet (Leitfähigkeit ca. $5000 \mu\text{S}/\text{cm}$); er tritt durch die Haut nach außen (Leitfähigkeit des Wassers im natürlichen Biotop: etwa $10\text{--}100 \mu\text{S}/\text{cm}$). Das vom Fisch erzeugte elektrische Feld entspricht dem eines Dipols (Abb. 1).

Abb. 1 Elektrisches Feld um einen schwachelektrischen Messerraal (Horizontalschnitt). Durchgezogen: Iso-potentiallinien; gepunktet: Linien gleicher Stromdichte. Gut leitende (schwarzer Kreis) und schlecht leitende Gegenstände (weißer Kreis) verzerren das Feld in gegensätzlicher Weise (verändert nach Scheich 1982)



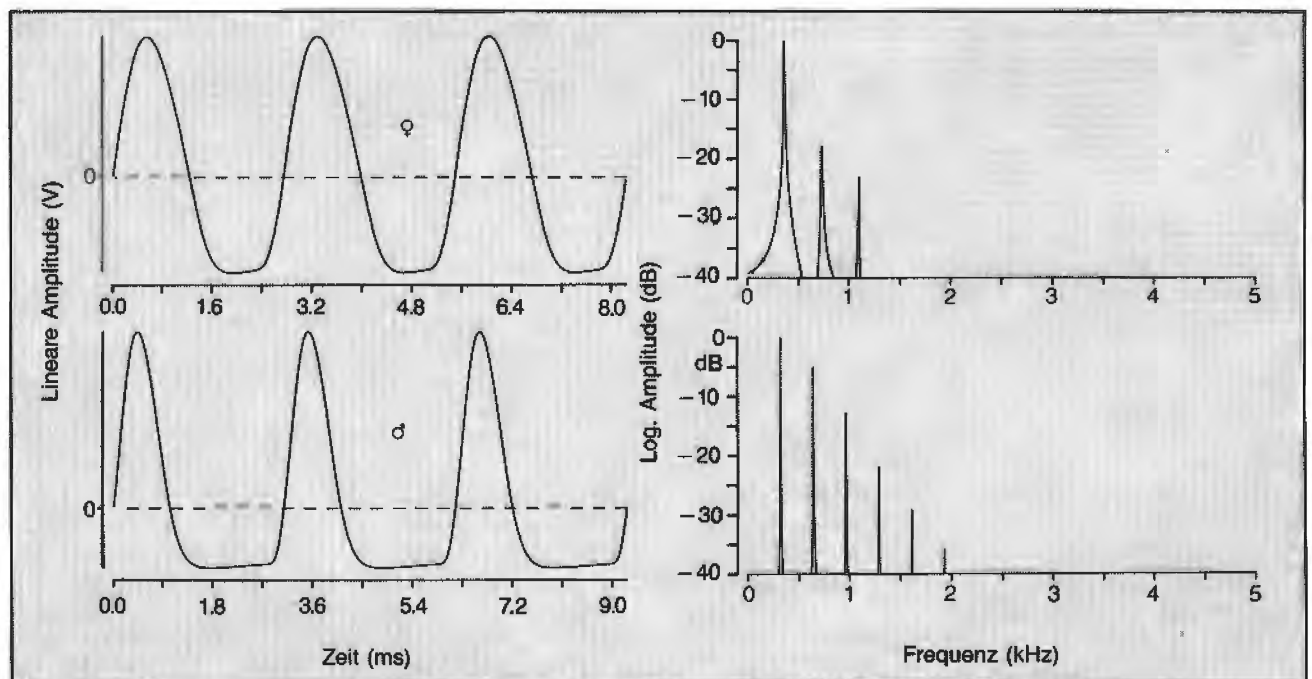
Elektroakustisch hörbar gemachte elektrische Organ-entladungen unterscheiden sich nach ihrem Klangeindruck sehr stark: „Knatterer“ — zu denen alle Nilhechte mit Ausnahme des Großnilhechts gehören — erzeugen überwiegend sehr kurze Entladungen (zum Teil $< 150 \mu s$) bei Intervallen, die um das Hundert- und Tausendfache länger sind. Die Entladungsrate der Knatterer ist oft unregelmäßig. „Summer“ — das sind viele Messerraale und der Großnilhecht — entladen in regelmäßigen Wellen (Abb. 2); in Ruhe schwankt ihre Frequenz von z. B. 300 Hz um weniger als $\frac{1}{10}$ Hz in einer Minute. Die Entladungsraten liegen zwischen einigen und 2000 Impulsen/s, die Amplituden zwischen wenigen Millivolt und einigen Volt.

Die Fähigkeit zur aktiven Elektroortung von nahen Gegenständen beruht auf der Wahrnehmung von Störungen des selbsterzeugten Feldes: Leiter erhöhen den transepidermalen Spannungsgradienten (und damit den Stromfluß) in dem ihnen benachbarten Hautbe-

reich; Nichtleiter erniedrigen ihn. Die Wahrnehmung dieser Reizamplituden-Änderungen gewährleistet einer von mindestens zwei histologisch knollenförmigen Typen von Elektrozepthororganen. Ein zweiter Typ zeigt den Zeitpunkt eigener und fremder elektrischer Entladungen an. Dementsprechend sind knollenförmige Elektrozepthororgane — soweit bekannt — für die stärkste Frequenzkomponente der Eigenentladung (je nach Art ca. 70—25 000 Hz) besonders empfindlich. Diese Empfindlichkeit liegt je nach Art und Typ des Elektrozepthororgans zwischen 10 und 2000 $\mu V/cm$.

Die ampullären Elektrozepthororgane sind ein immer vorhandener dritter Typ (Schwellen bis hinab zu 1 $\mu V/cm$). Sie besitzen im Unterschied zu den knollenförmigen Elektrozepthororganen eine kurze, mit Gallerte gefüllte Kanalöffnung nach außen. Ihre Sinneszellen sind nur für elektrische Felder niedriger Frequenzen (0,3—30 Hz) sehr empfindlich; auf Entladungen elektrischer Organe sprechen sie nicht (oder nur schwach) an. Die ampullären Organe ermögli-

Abb. 2 Links: Elektrische Entladungen von *Eigenmannia* (oben: Weibchen, unten: Männchen). Ordinate: lineare Amplitude (Volt). Rechts: die zugehörigen Amplitudenspektren zeigen, daß die Entladungen neben den Grundfrequenzen auch noch Oberwellen enthalten. Diese sind beim Männchen in Zahl und Intensität stärker ausgeprägt als beim Weibchen. Ordinate: Intensität (dB Abschwächung bezogen auf die stärkste Signalkomponente; logarithmische Skala)



chen die Wahrnehmung von elektrochemischen Gleichspannungspotentialen aller Lebewesen ($10 \mu\text{V}/\text{cm}$; aber auch von Metallgegenständen), von Muskelpotentialen anderer Tiere ($1 \text{mV}/\text{cm}$), sowie von geophysikalischen Gleich- oder Niederfrequenzfeldern. Die im Verhaltenstest nachgewiesene Empfindlichkeit ist etwa zehnmal größer als die elektrophysiologisch bestimmte einzelner Rezeptoren. Diese Elektrorezeptoren sind stammesgeschichtlich Teil des Akustiko-Lateralis-Systems der Fische; über ein strömungsempfindliches Seitenliniensystem, ein ausgezeichnet entwickeltes Gehör (Kramer, Tautz und Markl 1981), sowie Sinnesorgane zur Wahrnehmung von Schwerkraft und Beschleunigung im Labyrinth verfügen schwachelektrische Fische natürlich auch. Die erste von mehreren Verarbeitungsstationen elektrosensibler Information im Gehirn ist der Elektrosensorische Lobus lineae lateralis (bisher Lobus lineae lateralis posterior), eine nur bei elektrosensiblen Knochenfischen vorhandene, dorsale Aufwölbung der Medulla. Diese Gruppe umfaßt außer den genannten Gymnotiformes und Mormyriiformes noch die Siluriformes (Welse); auch bei einem Vertreter der den Mormyriiformes nahestehenden Osteoglossiformes, dem nichtelektrischen afrikanischen Messerfisch *Xenomystus nigri*, sind diese Hirnstruktur sowie — allerdings nur indirekt — hohe Elektrosensibilität nachgewiesen (Bullock und Northcutt, 1982).

Bei einigen Arten schwachelektrischer Fische spielen die elektrischen Entladungen in der Kommunikation zwischen Artgenossen eine wichtige Rolle. Es ist anzunehmen, daß dies für sehr viele, wenn nicht alle Nilhechte und Messeraale zutrifft. Nilhechte reagieren mit einer Änderung ihrer Entladungsrate auf fast alle Reize; auch sind Sendemuster (bestimmte Impulsintervall-Folgen) bekannt, die nur im Sozialverhalten auftreten, und die als „soziale Auslöser“ bezeichnet werden können (Kramer 1979; Kramer 1985 a). Daher sind Nilhechte ein besonders attraktives Untersuchungsobjekt. Allerdings erfordert die experimentelle Erzeugung ihrer Sendemuster und die gleichzeitige Erfassung und Analyse von Reiz und Reaktionen bei diesen „Knatterern“ einen erheblichen technischen Aufwand. Wesentlich günstigere Voraussetzungen sind bei den wellenförmig entladenden „Summern“ unter den Messeraalen gegeben, denen wir uns deshalb im folgenden zuwenden.

Schon die leicht zu messende Ruheentladung kann bei den „Summern“ Informationen über das Geschlecht des Senders geben. Nach J. B. J. Fourier (1768–1830) kann jedes periodische Signal — das die „Summer“ im Gegensatz zu den „Knatterern“ ja erzeugen — zerlegt werden in eine Reihe von Sinusschwingungen der Grundfrequenz und ihrer ganzzahligen Vielfachen, den Oberwellen oder höheren Harmonischen. Beim Grünen Messerfisch *Eigenmannia* ist zwischen den Geschlechtern zwar nicht immer ein Oktavabstand der Entladungsfrequenzen zu beobachten wie beim Messeraal *Sternopygus* (Hopkins 1972), doch ist die Intensität der Oberwellen bei den Männchen größer als bei den Weibchen (Abb. 2; Kramer 1983; Kramer 1985 b). Naturgetreue Männchen- und Weibchensignale können digital synthetisiert und als Reizsignale verwendet werden (Kramer und Weymann 1987). In futterbelohnten Dressurexperimenten unterschieden die Tiere solche künstlich erzeugten Männchen- von Weibchensignalen (Kramer und Zupanc 1986).

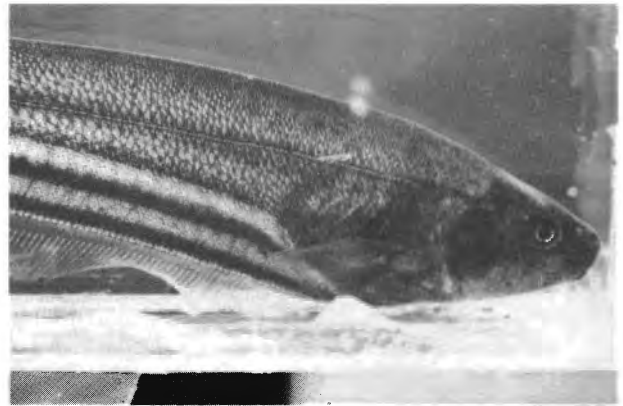


Abb. 3 *Eigenmannia lineata*. Je nach Lichteinfall sind die Elektrorezeptororgane als weiße Pünktchen erkennbar (hier in der unteren Kopfhälfte)

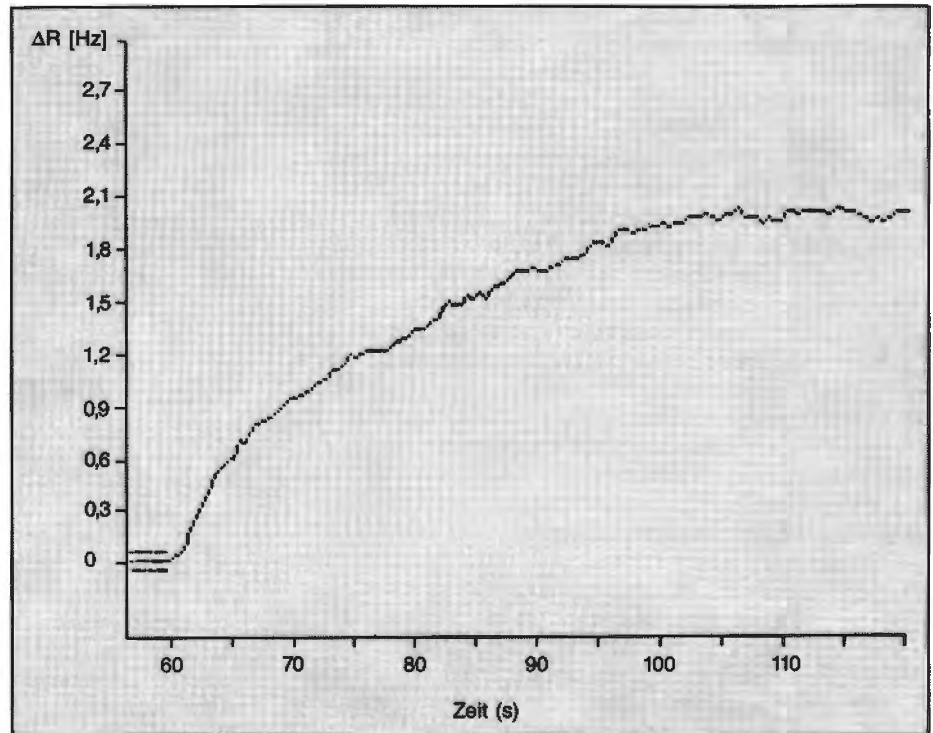
Die „Summer“ unter den Messeraalen verändern ihre Entladungsfrequenz nur im Sozialverhalten, über das nur wenig bekannt ist (Hopkins 1974; Hagedorn und Heiligenberg 1985). Insbesondere bei *Eigenmannia* (Abb. 3) ist eine als Jamming Avoidance Response (JAR, Frequenzabweichreaktion) bezeichnete Antwort auf ein künstliches elektrisches Signal bekannt (Watanabe und Takeda 1963; Larimer und MacDonald 1968; Bullock, Hamstra und Scheich 1972; Heiligenberg 1980), die nach Literaturangaben zuverlässig experimentell ausgelöst werden kann. Hiernach ist diese Reaktion immer dann zu beobachten, wenn der Absolutbetrag der Frequenzdifferenz $|\Delta F|$ zwischen Fisch- und Reizsignal kleiner als ca. 20 Hz ist. Die Reaktion sei immer so gerichtet, daß $|\Delta F|$ vergrößert wird, selbst wenn $|\Delta F|$ anfänglich nur einen Bruchteil von 1 Hz beträgt. Das Auflösungsvermögen für Frequenzunterschiede (Schwebungen, s. S. 8) wäre damit besser als das unseres Gehörs.

Die JAR wird als eine Art Schutzreaktion für das aktive Elektroortungssystem gedeutet, dessen Leistungsfähigkeit durch ein Störsignal (z. B. von Artgenossen) mit geringem ΔF beeinträchtigt werden soll (s. Heiligenberg 1980). Damit wäre die JAR zwar kaum mit echtem Kommunikationsverhalten (wie z. B. den Reviergesängen von Vögeln) vergleichbar, sie dürfte aber trotzdem zu einem Auseinanderspreizen des Sendefrequenzbereichs der Mitglieder eines *Eigenmannia*-Schwarmes führen. Ähnliches ist bei einem anderen aktiven Ortungssystem, der Echoortung einer bestimmten Fledermaus, beobachtet worden (Habersetzer 1981).

Der Zeitverlauf der JAR, ausgelöst durch ein künstliches Reizsignal konstanter Frequenz mit einem anfänglichen ΔF von 2 Hz, ist in Abb. 4 dargestellt. Während der JAR vergrößert sich der Betrag von ΔF laufend, bis er häufig nach ca. 40 s einen Endwert erreicht hat. Unter (allerdings recht künstlichen) Laborbedingungen tragen zwei Fische ähnlicher Sendefrequenz meistens beide zur Vergrößerung des ΔF bei (Bullock et al. 1972).

Die Reizamplituden-Schwelle der JAR liegt unterhalb derjenigen, die für einzelne knollenförmige Elektrorezeptor-Organen ermittelt wurde. Es ist daher anzunehmen, daß die Empfindlichkeit der JAR nur durch die im Zentralnervensystem integrierte Empfindlichkeit der Elektrorezeptororgane begrenzt wird, sie also maximal ist. Damit spricht die JAR schon auf Signale an, die viel zu schwach sind, um die aktive Ortungs-

Abb. 4 Zeitverlauf der Frequenzabweichreaktion (JAR) auf ein konstantes Störsignal mit anfänglicher Frequenzdifferenz von 2 Hz. Ordinate: Frequenzänderung des Fisches ($= \Delta R$ (Hz)) bezogen auf seine Ruhefrequenz, die während 1 min unmittelbar vor Reizbeginn gemessen wurde; sie ist links mit ± 1 Standardabweichung angegeben. Reizung: von 60–120 s. Mittelwertkurve aus 10 Reaktionen. Die Ruhefrequenz liegt — abhängig vom Individuum und der Temperatur — zwischen 250 und 600 Hz



leistung spürbar zu beeinträchtigen. Dies könnte dafür sprechen, daß wir über die Rolle, die die JAR im Zusammenleben der Tiere spielt, noch wenig wissen.

Eine Einführung in die physikalischen und sinnesphysiologischen Grundlagen der JAR und der sie auslösenden Reizbedingungen ist u. a. bei Scheich (1982) zu finden.

2 Seminarthemen

2.1 Ein Störsignal mit geringem ΔF kann die aktive Ortungsleistung von *Eigenmannia* beeinträchtigen. Wie läßt sich dies nachweisen? Literatur: Heiligenberg (1977).

2.2 Ein Störsignal der Frequenzdifferenz ΔF überlagert die Entladungen des Fisches zu einer Schwebung (englisch „beat“). Welche Eigenschaften der Schwebung sind mit ΔF korreliert? Literatur: Scheich (1982); Heiligenberg (1980).

2.3 Der Eingangsreiz für die mit der Ortung von Gegenständen befaßten Elektrozeporen ist die Eigenentladung des Fisches, deren Amplitude am Rezeptorort durch Gegenstände moduliert werden kann. Wie kann ein Störsignal mit geringem ΔF die Ortungsleistung beeinträchtigen? Warum ist dies nicht mehr der Fall bei genügend großem ΔF ? Literatur: Scheich (1982); Heiligenberg (1977); Bullock (1982).

2.4 Der Fisch kann das Störsignal selbst nicht wahrnehmen, er erhält lediglich ein Schwebungssignal (s. 2.2). Auf welche Weise könnten spezialisierte Elektrozeporen die für die zentrale Auslösung und Steuerung der JAR notwendige Information über das Störsignal gewinnen (Absolutbetrag und Vorzeichen des ΔF , Intensität)? Literatur: Scheich (1982); Heiligenberg (1980); Bullock (1982).

3 Beschaffen und Pflege der Versuchstiere

Als Versuchstiere verwenden wir Grüne Messerfische der Gattung *Eigenmannia*. Meistens wird im Zoofachhandel *E. lineata*, seltener *E. virescens* angeboten. Dieser Knochenfisch gehört zur Familie Sternopygidae der Ordnung Messeraale (Gymnotiformes), deren Systematik dringend neu bearbeitet gehört; die taxonomische Unsicherheit ist groß. Die Heimat der Messeraale sind die tropischen Flüsse Südamerikas. Zur Haltung eignen sich schon Plastikaquarien mit 30 l Inhalt. Die Wassertemperatur sollte etwa 27 °C betragen (Temperatur des Amazonas bei Manaus: 29 ± 1 °C; Sioli 1983). Es kann Leitungswasser verwendet werden, das Wasser des natürlichen Biotops stellt aber keine so hohe elektrische Last dar (s. oben). Während der Versuche sollte daher eine geringere Leitfähigkeit (z. B. $100 \mu\text{S}/\text{cm}$) eingestellt werden. Hierfür können Sie Leitungswasser mischen mit frisch aufgefangenem, sauberem Regenwasser oder mit destilliertem bzw. entsalztem Wasser (Ionenaustauscher). (Ionenaustauscher werden auch als Flutbeutel im Aquarienfachhandel angeboten, z. B. „Aqua Top“ der Firma Tetra.)

Auf Dauer hält man die Tiere im Schwarm im großen Becken bei einem 12:12 Std.-Tag; man gibt ihnen genügend Tonröhren und Blumentopfscherben als Verstecke. Topf- und Schwimmpflanzen (*Hornfarn* *Ceratopteris thalictroides*) genügen, Kies oder Sand ist unnötig. Am besten sind leicht saure Werte (pH 6 bis 6,5). Torffilterung ist empfehlenswert. Gefüttert wird abends mit lebenden oder gefrorenen Mückenlarven oder Kleinkrebsen (*Daphnia* etc.); von der Fütterung mit Tubifex ist abzuraten. Flockenfutter wird nicht angenommen.

Das Geschlecht der Tiere ist nur im voll ausgewachsenen Zustand leicht zu ermitteln: Männchen werden bei guter Pflege 30 und mehr cm lang, Weibchen nur wenig mehr als halb so groß.

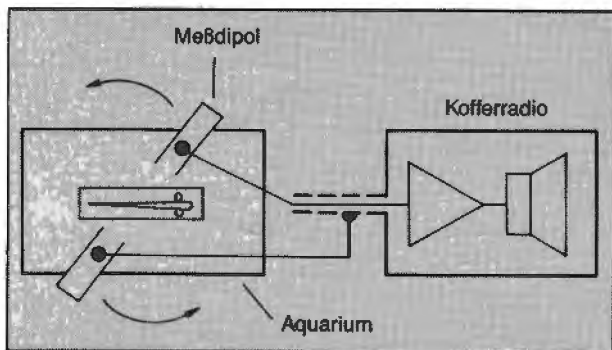


Abb. 5 Anordnung zur akustischen Demonstration der Entladungen schwachelektrischer Fische. Durch Drehen des Meßdipols wird die beste Ableitgeometrie ermittelt. Eine Elektrode liegt an Masse (= Abschirmung, gestrichelt). Das Dreieckssymbol bezeichnet einen unsymmetrischen Verstärker

4 Beobachtungen und Versuche

An elektronischer Meßtechnik Interessierte seien auf *Neher* (1974) und *Machemer* (1987) hingewiesen.

4.1 Versuch 1: Akustische Demonstration der elektrischen Entladungen und Ermittlung der besten Ableitgeometrie

4.1.1 Versuchsmaterial (Abb. 5):

— Ein Aquarium (Mindestmaße 40 × 25 × Höhe 20 cm) mit Belüftung und thermostatisch geregelter Heizung.

— Eine „Wohnröhre“ aus porösem, wasserdurchlässigem Material (gebrannter Ton), die etwa 20 % länger als das Versuchstier sein soll. Die an einem Ende geschlossenen Tonzylinder, wie sie für galvanische Versuche im Chemie-Unterricht verwendet werden, sind dazu hervorragend geeignet. (Wegen der Erstickungsgefahr sollten einige Löcher von 2 bis 3 mm Durchmesser in den Boden gebohrt werden.) Sie können in den Größen 100×30, 150×40, 150×50, 150×60, 300×65 mm von der Fa. *Robert Kind* OHG, 8620 Lichtenfels bezogen werden. Für größere Tiere eignen sich auch beidseits offene Drainageröhren (33 cm Länge, 6,5 cm Innendurchmesser) von örtlichen Baumaterial-Firmen.

— Plastikgaze (Maschenweite ca. 2 mm), wie sie in Haushaltsgeschäften angeboten wird. Daraus werden deckelförmige Verschlüsse genäht, die über den Eingang der Wohnröhre gestülpt werden. Das Tier bleibt während der Versuche in seiner Wohnröhre eingesperrt (nur tagsüber, da in der Nacht der Bewegungsdrang des Tieres zu groß ist!)

— Zwei Ableitelektroden. Wegen ihrer großen Oberfläche, ihrer unbegrenzten Haltbarkeit in Wasser und ihres geringen Preises sind dazu lange Kohleelektroden (aus der Chemiesammlung von Schulen), die bis zur Wohnröhre hinabreichen, am besten geeignet. Kann man diese nicht besorgen, so verwendet man den in jeder Taschenlampenbatterie enthaltenen Kohlestab (Blechmantel aufsägen, elektrolythaltige Braunkohle entfernen, gut wässern; „Verlängern“ durch passendes Plexiglasrohr, Abdichten mit Silikonkleber). Gut geeignet sind auch Büschelstecker („Bananenstecker“); sie werden aber mit der Zeit vom Wasser angegriffen.

— Elektrodenhalterung. Eine Holz- oder besser Plastik(PVC)-Leiste von etwa 4 cm Breite und 2 cm

Stärke wird mit Bohrungen für die Elektroden versehen und über das Aquarium gelegt. Besser als Bohrlöcher sind lange Schlitze, die ein stufenloses Verschieben der Elektroden ermöglichen. Die Elektroden können mit längs gespaltenen Schlauchstücken (besser: konzentrischen Feststellschrauben) festgeklemmt werden.

— Elektrodenanschluß: als Zuleitung kann einadrige Litze (Radiogeschäft) verwendet werden, die man an die zu den Kohleelektroden passenden Anschlußstücke lötet oder klemmt. Hat man keine solchen Anschlußstücke, so stellt man die Verbindung zwischen Metall und Kohle entweder mit elektrisch leitfähigem Kleber (Bastlgeschäft) her, oder man lötet den Draht an den Kohlestab, dessen eines Ende man vorher galvanisch verkupfert hat.

— Ein Kofferradio, Radio- oder Kassettenrecorder, Tonbandgerät oder dergleichen, das einen Lautsprecher, Verstärker und einen Eingang für Mikrofon oder Plattenspieler besitzt. Zum Anschluß der Kabel an die Eingangsbuchse des Kofferradios wird meist ein 3- oder 5-poliger DIN-Stecker benötigt (Radiogeschäft). Ein Kabel wird an einen der Stifte für Signaleingang gelötet, das andere an den Massestift (2). Die übrigen Stifte läßt man unbenutzt. (Signaleingänge sind die Stifte (1, 4) = Mikro, (3, 5) = Phono).

4.1.2 Versuchsdurchführung:

Bevor Sie mit den Versuchen beginnen, müssen Sie zur Verringerung von Störspannungen (insbesondere des Netz-„Brumms“ von 50 Hz) den Netzstecker der Aquarienheizung aus der Steckdose ziehen.

Stellen Sie nun fest, mit welcher räumlichen Anordnung der Elektroden sich die Entladungen des Fisches am besten empfangen lassen. Drehen Sie dazu um den in seiner Wohnröhre eingesperrten Fisch das Elektrodenpaar (Abb. 5).

Bei welcher Elektrodenposition (bezogen auf den Fisch) erhalten Sie das lauteste Signal? Überlegen Sie, warum dies so sein muß!

Vergrößern und verkleinern Sie nun den Elektrodenabstand, ohne jedoch das Elektrodenpaar zu drehen. Wie verändert sich die Lautstärke?

4.1.3 Ergebnisse:

Das größte und damit beste Verhältnis von Entladungs-Amplitude zur Amplitude von Störspannungen $V_E/V_{Stör}$ erhält man, wenn eine Elektrode dicht vor dem Kopf, die andere dicht hinter dem Schwanz des Fisches steht. Dann ist die Potentialdifferenz zu jedem Zeitpunkt maximal (ablesbar aus der Äquipotentiallinien-Darstellung des elektrischen Feldes, Abb. 1).

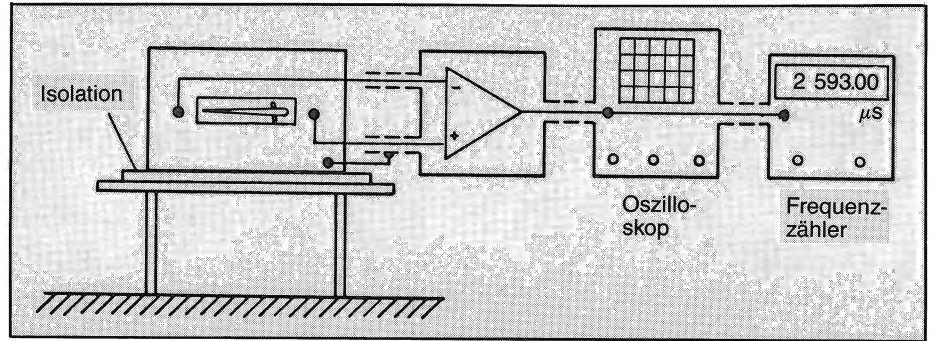
Diese so ermittelte beste Elektrodenanordnung in Bezug auf den Fisch behalten Sie in allen folgenden Versuchen bei.

4.2 Versuch 2: Demonstration der Entladungen am Oszilloskop; Frequenzmessung; Bestimmung der Temperaturabhängigkeit

4.2.1 Versuchsmaterial (Abb. 6):

Zusätzlich zu dem für Versuch 1 aufgeführten Material wird — abgesehen vom Kofferradio — benötigt: — Ein zusätzliches Halterungsbecken (notfalls Plastikbecken) für kurze Zwischenaufenthalte des Versuchsfisches.

Abb. 6 Anordnung zur Messung elektrischer Entladungen. Die Abschirmung von Leitungen ist gestrichelt, die Masse-Verschaltung angegeben. Die Masseelektrode (unten rechts) ist auf möglichst kurzem Weg direkt am Verstärkereingang zu erden; weitere Masseverbindungen (z. B. vom Metallrahmen des Tisches) sind, falls nötig, an einem einzigen Punkt „hinter“ dem Verstärker (hier: am Oszilloskop-Eingang) anzubringen. Das Dreieckssymbol bezeichnet einen symmetrischen Differenzverstärker



- Ein genaues Thermometer (möglichst mit $\frac{1}{10}^{\circ}\text{C}$ -Einteilung).
- Ein Oszilloskop mit zwei Kanälen (Physiksammlung). Ein Speicheroszilloskop ist nützlich, aber nicht unbedingt notwendig.
- Ein NF (Niederfrequenz)-Differenzverstärker (etwa 10 ... 10000 Hz). Falls ein solcher im Oszilloskop eingebaut ist (erkennlich an mit (+) und (–) gekennzeichneten Eingangsbuchsen), soll dieser verwendet werden (dann entfällt der in Abb. 6 und 7 eingezeichnete Vorverstärker). Wird ein Vorverstärker verwendet, so wählt man die Verstärkung je nach Größe des Tieres — mit der seine Entladungsamplitude zunimmt — zwischen 10- und 100fach. Es ist aber auch möglich — wenn auch weniger empfehlenswert —, unsymmetrisch abzuleiten wie in Abb. 5 angegeben.
- Eine Erdungselektrode (wie sie in Versuch 1 zur Ableitung der Signale verwendet wurde). Ihr Anschlußkabel (einadrige Litze) wird an die Masse am Verstärkereingang angeschlossen. (Diese Elektrode entfällt bei unsymmetrischer Ableitung).
- Anschluß der Ableitelektroden. Die Ableitelektroden schließen wir an ein einadriges, abgeschirmtes Kabel (Radiogeschäft) an. Am geräteseitigen Kabelende werden passende Stecker angebracht (koaxiale BNC- oder Büschelstecker). Die Abschirmung wird auf Masse gelegt, sie darf keinesfalls Kontakt mit der Elektrode oder mit dem Wasser haben.
- Ein elektronischer Zähler, der Frequenzen (Hz) und Periodendauer (μs) messen kann. Der hier beschriebene Versuch kann aber auch — mit Abstrichen an der Genauigkeit — ohne ein solches Gerät durchgeführt werden.

4.2.2 Versuchsdurchführung:

Zunächst bestimmen wir ohne Fisch den Störpegel, wozu wir das Tier vorübergehend ausquartieren.

Messen Sie mehr als ca. $100 \mu\text{V}_{\text{s-s}}$ Störspannungen (s. Artikel von B. Kramer „Das Messen und Aufzeichnen von Signalen mit dem Oszilloskop“, S. 10 in diesem Heft) trotz angeschlossener und eingetauchter Erdungselektrode, so empfiehlt es sich, nach weiteren Störquellen zu suchen (z. B. der Metallrahmen des Aquariums oder die Metallkonstruktion des Tisches). Alle zusätzlichen Erdleitungen werden „sternförmig“ zusammengeführt und an die Massebuchse des Oszilloskops (oder eine Gehäuseschraube) angeschlossen. Sie dürfen nicht an den Vorverstärker-Eingang gelegt werden. Das Oszilloskop muß den vorgeschriebenen Schuko-Massekontakt haben.

Nun können Sie am Oszilloskop die Sendefrequenz mehrerer Fische ermitteln. Dazu wird die Periodendauer T am Oszilloskop bestimmt oder am Frequenzzähler (in der Betriebsart Periodenmessung) abgelesen. Die Frequenz F berechnet sich wie folgt:

$$F (\text{Hz}) = 1/T (\text{s}) = 1000/T (\text{ms}) = 1\,000\,000/T (\mu\text{s}).$$

Fotografieren und vergleichen Sie die Kurvenverläufe der Entladungen mehrerer Fische. Hierbei ist es üblich, die am Kopf des Fisches gelegene Elektrode an den positiven, die am Schwanz gelegene an den negativen Eingang des Differenzverstärkers anzuschließen.

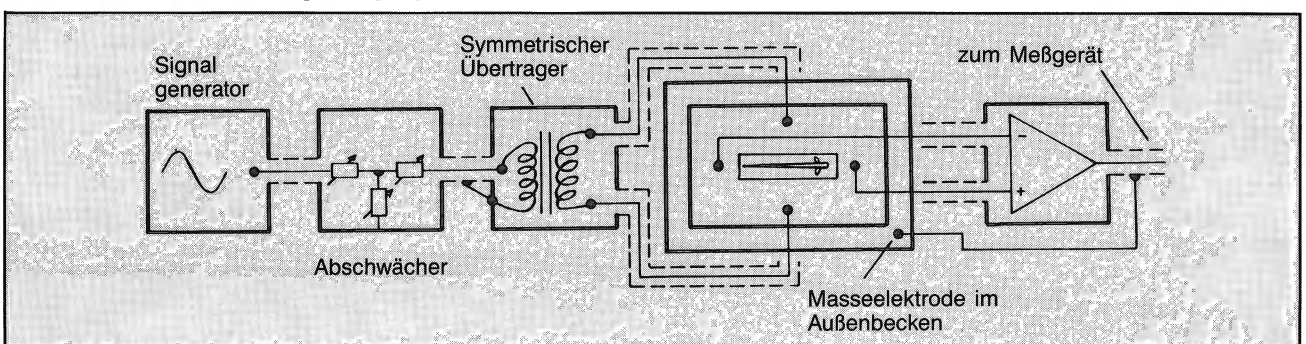
Ermitteln Sie die Temperaturabhängigkeit der Entladungsfrequenz und kennzeichnen Sie diese mit dem Q_{10} -Wert (s. Kasten 1). Messen Sie dazu die Frequenzen im Bereich von 23°C bis 33°C in 1°C -Schritten.

4.2.3 Ergebnisse:

Der Sendefrequenzbereich von *Eigenmannia lineata* liegt zwischen 250 und 600 Hz.

Die Entladungsverläufe verschiedener Tiere unterscheiden sich oft erheblich voneinander (Abb. 2). Weibchen haben einen im Vergleich zu den Männchen mehr symmetrischen Signalverlauf sowohl in Y-Rich-

Abb. 7 Anordnung zum Messen der Entladungen bei gleichzeitiger Reizgebung. Zwischen Signalgenerator und Reizisoliereinheit wird noch ein Abschwächer (Spannungsteiler) geschaltet. Reizkette und Ableitgeometrie sind so aufeinander abgestimmt, daß die Entladungen des Fisches frei von störenden Reizspannungen gemessen werden können



Kasten 1: Q_{10} -Wert

Die Temperaturabhängigkeit chemischer und biochemischer Reaktionen kann durch den Q_{10} -Wert charakterisiert werden. Dieser sog. *Temperaturkoeffizient* gibt an, um das Vielfache eine Reaktion rascher abläuft, wenn die Reaktionstemperatur um 10°C erhöht wird. Liegen Messungen von Geschwindigkeitskonstanten bei zwei Temperaturen mit $\Delta T = 10^\circ\text{C}$ vor, so gilt:

$$Q_{10} = \frac{k_{T+10}}{k_T}$$

Für zwei beliebige Temperaturen T_1 und T_2 und den dazugehörigen Geschwindigkeitskonstanten k_1 und k_2 läßt sich der Q_{10} -Wert nach folgender Formel berechnen:

$$\log Q_{10} = \frac{10}{T_2 - T_1} \cdot \log \left(\frac{k_2}{k_1} \right)$$

In der Biologie läßt sich mit dem Q_{10} auch die Temperaturabhängigkeit der Funktion ganzer Organe oder Systeme beschreiben, z. B. der Bewegungsaktivität und des Sauerstoffverbrauchs von Tieren — oder hier — der Entladungsfrequenz elektrischer Organe. (Hierzu müssen Sie die Geschwindigkeitskonstanten k durch entsprechende Frequenzwerte F ersetzen). Der Q_{10} -Wert typischer biochemischer Reaktionen (z. B. von Enzymaktivitäten) liegt zwischen 2 und 4 (*van't Hoff'sche* Regel, Reaktionsgeschwindigkeits-Temperatur-Regel = RGT-Regel), bei physikalischen Vorgängen (z. B. Diffusionsprozessen) zwischen 1,1 bis 1,4.

tung (Verhältnis von „kopfpositiver“ zu negativer Spitzenamplitude) wie in X-Richtung (Verhältnis der Dauer einer positiven Halbwelle zu einer negativen). Der Q_{10} -Wert liegt bei 1,5 (*Enger* und *Szabo* 1968); die Kurven für Abkühlung und Erwärmung weichen voneinander ab (Hysteresis).

4.3 Versuch 3: Frequenzabweichreaktion (JAR): Schwellenintensität; Intensitätskennlinie; Abhängigkeit der JAR von der Frequenzdifferenz; JAR auf höhere Harmonische der Entladungsfrequenz

4.3.1 Versuchsmaterial (Abb. 7):

Zusätzlich zu dem für Versuch 2 aufgeführten Material wird benötigt:

— Ein größeres Aquarium, in das man das Versuchsbecken auf z. B. umgestülpten Blumentöpfen hineinstellt. Der Wassermantel des Außenaquariums sorgt für eine langsamere Abkühlung bei ausgeschalteter Heizung, zum anderen schirmt er das Versuchsbecken optimal ab vor elektrischen Störspannungen. Hierzu muß das Wasser des Außenaquariums geerdet sein (große Kohlelektrode). Es kann mit Kochsalz leitfähiger gemacht werden, darf aber keinen leitenden Kontakt zum Wasser des Innenbeckens haben.

— Ein zweites Elektrodenpaar mit Halterung für die Reizgebung, wie es schon in Versuch 2 für die Ableitung verwendet wurde. (Will man ein homogenes Reizfeld erzeugen, so ist gereinigtes Metallblech — rostfreier Stahl oder Kupfer — einer Länge und Höhe erforderlich, die wenigstens 50 % größer als die entsprechenden Abmessungen der Wohnröhre sind). Das Reizelektrodenpaar wird genau in der Mitte und quer zur Verbindungsachse der Ableitelektroden angeordnet. Mit dieser Anordnung ist die Geometrie des Reizfeldes eindeutig vorgegeben und nur von der Lage der Reizelektroden abhängig (es fließt kein Reizstrom zur Masse); die Ableitung der elektrischen Entladungen ist frei vom sog. Reizartefakt. Eine symmetrische, kreuzförmige Anordnung der beiden Elektroden-

paare zueinander bewirkt, daß der Reiz-Dipol genau auf der Äquipotentiallinie Null mV des Ableit-Dipols steht; ist dies erfüllt, dann muß auch der Ableit-Dipol auf der Null-Linie des Reizfeldes stehen. Daher ist unter idealen Voraussetzungen mit den Ableit-Elektroden ausschließlich das Fisch-Signal meßbar. Geringe Abweichungen von diesem Idealfall sind in der Praxis unvermeidbar und innerhalb des sinnvollen Reizamplitudenbereiches ohne Bedeutung.

— Ein NF-Signalgenerator (10 ... 10 000 Hz). Hierfür eignen sich Funktionsgeneratoren oder Oszillatoren vieler Hersteller.

— Ein NF-Transformator („Symmetrischer Übertrager“, 100 ... 10 000 Hz) als sog. Reizisoliereinheit. Sie ermöglicht es, erdfrei zu reizen, indem das unsymmetrische Ausgangssignal des Signalgenerators in ein symmetrisches (\pm) umgewandelt wird. Es ist aber auch möglich, gegen Masse zu reizen, wenn ein Differenzverstärker verwendet wird. Umgekehrt kann ein unsymmetrischer Verstärker verwendet werden, wenn symmetrisch gereizt wird. Optimale Ergebnisse (geringste Störspannungen) erhält man aber mit einem doppelt symmetrischen Aufbau. Ein Symmetrischer Übertrager (Transistorübertrager Typ UT 965; 600 : 600 Ohm, 20 : 20 000 Hz) der Fa. *Bürklin*, 8 München 2, Schillerstr. 40, kostete 1983 ca. DM 35,—. Beschaltung s. Abb. 7).

— Ein Abschwächer (Integrierte Dämpfungsdekade IDD 1000, Gehäuse II von Elementa, Hallerstraße 8, 85 Nürnberg; Preis Anfang 1984: ca. DM 500,—) erleichtert die Durchführung der Versuche „Schwellenbestimmung“ und „Intensitätskennlinie“. Er ermöglicht es, das Signal in 1 dB-Stufen (logarithmisches Verhältnismaß) um bis zu 110 dB (ca. 1 : 316 000) abzuschwächen. Wir können aber auch einen Spannungsteiler aus Widerständen selbst herstellen oder ein (am besten logarithmisches) Potentiometer verwenden, wobei die im Wasser gemessenen Signalamplituden maßgebend sind.

— Ein Leitfähigkeitsmeßgerät (z. B. WTW LF 56, Wissenschaftlich-Technische Werkstätten, 8120 Weilheim). Ein solches Gerät ist unentbehrlich, wenn man die den Fisch erreichende Reizintensität angeben oder über mehrere Tage konstant halten will, da diese nicht nur von der Reizspannung und der Elektrodenanordnung, sondern auch vom Ionengehalt des Wassers abhängt.

— Eine Stoppuhr und ein dreipoliger Kippschalter, den wir zwischen Signalgenerator und Abschwächer einfügen.

— Falls Sie die den Fisch erreichende absolute Reizintensität als Feldstärke (V/cm bei bestimmter Leitfähigkeit und Temperatur) messen wollen, benötigen Sie ein drittes Elektrodenpaar (nicht eingezeichnet in Abb. 7). Dieses wird zwischen den Reizelektroden in deren Verbindungslinie innerhalb der Wohnröhre angebracht. Die Elektroden sollten unpolarisierbar und nicht zu groß im Verhältnis zu ihrem Abstand sein (Ag/AgCl-Elektroden). Vor der Messung müssen Reizelektroden und Wohnröhre 24 Std. im Wasser gewesen sein, damit keine Luftblasen den Stromfluß behindern.

4.3.2 Versuchsdurchführung:

Einstellen der Reizfrequenz. Die Entladungen des Fisches werden auf dem Oszilloskop wie oben beschrieben dargestellt. Der Ausgang des Signalgenerators wird mit dem 2. Kanal des Oszilloskops ver-

bunden; wir drehen langsam am Frequenzrad, bis Frequenzgleichheit mit dem Fischsignal erreicht ist. Dabei stellen wir fest, daß auch kleinste Frequenzunterschiede gut an der Relativ-„Bewegung“ (Schwebung) des Reizsignals gegenüber dem Fischsignal, das zum Triggern der Zeitablenkung des Oszilloskops verwendet wird und daher „steht“, erkennbar ist: ist die Generatorfrequenz die niedrigere (höhere), so „wandert“ das Generatorsignal von links nach rechts (von rechts nach links).

Die Frequenzdifferenz ΔF (= Schwebungsfrequenz) definieren wir wie folgt: $\Delta F = F_{\text{Fisch}} - F_{\text{Reiz}}$. Bei einem gewünschten ΔF von 2 Hz und F_{Fisch} von z. B. 400 Hz ist die Reizfrequenz 398 Hz.

Wir können diese Reizfrequenz auf zwei Weisen einstellen:

Methode A (mit Frequenzzähler): 1. Ruhefrequenz des Fisches als Periode in μs bestimmen; 2. die dem gewünschten ΔF entsprechende Periodendauer errechnen und am Signalgenerator einstellen.

Methode B (ohne Frequenzzähler, geeignet nur für kleine ΔF -Werte): das Fischsignal triggert die Zeitbasis des Oszilloskops; wir stellen die Generatorfrequenz unter Ausnutzung der Schwebung ein. Bei einem gewünschten ΔF von 2 Hz müssen genau 20 Signalmaxima pro 10 s (Stoppuhr) einen bestimmten senkrechten Teilstrich des Bildschirms des Oszilloskops passieren („Bewegungsrichtung“: von links nach rechts).

Erfassen der Frequenzänderung. Jetzt müssen wir noch das Signal per Handschalter an die Reizelektroden legen (beachten Sie aber bitte das im folgenden unter „(a) Schwellenintensität“ gesagte). Nach 60 s (Stoppuhr) ermitteln wir die Frequenzänderung ΔR des Fisches. Hatten wir Methode A (mit Frequenzzähler) verwendet, so errechnen wir sie so: $\Delta R = F_{\text{Fisch}}(\text{Reaktion}) - F_{\text{Fisch}}(\text{Ruhe})$ (Hz).

Für Methode B (ohne Frequenzzähler) nutzen wir die Tatsache aus, daß eine Frequenzänderung des Fisches an einer Änderung von ΔF erkennbar ist, da die Generatorfrequenz nicht verändert wurde:

$$\Delta R = \Delta F(\text{Reaktion}) - \Delta F(\text{Ruhe}) \text{ (Hz)}.$$

Nun können wir mit den Versuchen beginnen:

a) Ermitteln Sie die **Schwellenintensität** der Frequenzabweichreaktion (in relativen Einheiten oder als Feldstärke). Die Frequenzabweichreaktion ist über einen sehr großen Intensitätsbereich (wenigstens 1 : 1000) auslösbar, doch sollte man Reizintensitäten, die mehr als das Hundertfache (40 dB) des Schwellenwertes betragen, nicht verwenden, da die Habituation der Reaktion um so stärker wird, je höher die Reizintensität ist.

Die meisten Signalgeneratoren verfügen über eine stufenlos variable Amplitudenregelung. Um trotzdem reproduzierbare Reizamplituden zu erhalten, wählen wir — falls am Gerät ein Bereichsschalter vorhanden ist — den niedrigsten Amplitudenbereich und drehen den Knopf bis zum Anschlag (= Maximalamplitude des gewählten Bereichs) auf. Dann schwächen wir das Ausgangssignal ab (dB-Abschwächer oder Spannungsteiler). Wegen der hohen Empfindlichkeit der Fische kann je nach Ausgangsspannung des Signalgenerators die volle Dämpfung des Abschwächers erforderlich sein. Können wir auch behelfsmäßig keinen Abschwächer herstellen, so müssen wir dazu die variable Amplitudenregelung des Signalgenerators verwenden.

Es wird zunächst eine Reizintensität verwendet, die mit Sicherheit unterschwellig ist. So lange keine Reaktion des Fisches meßbar ist, wird die Reizamplitude in z. B. 10 dB-Schritten erhöht. Bei der ersten Reaktion geht man zur Sicherheit noch einmal zurück; erfolgt wieder keine Reaktion, so muß sich die Schwelle zwischen diesen beiden Intensitätsstufen befinden. Nun kann man die Schwelle näher bestimmen, indem man schrittweise den Bereich, in dem sie sich befinden muß, durch Halbieren (des Logarithmus der Reizintensität) immer mehr einengt. War man über der Schwelle, so untersucht man den tieferen noch verbliebenen Intensitätsbereich (und umgekehrt). Als Kriterium für die Schwelle kann man z. B. mindestens 8 eindeutige Reaktionen (Vergrößerung des Absolutbetrags von ΔF) auf 10 Reizversuche festlegen.

b) **Intensitätskennlinie.** Ermitteln Sie die Abhängigkeit der Frequenzabweichreaktion von der Reizintensität. Es wird mit einer Reizintensität unterhalb der Schwelle begonnen; die Reizintensität wird in 5- oder 10 dB-Schritten gesteigert. Ab einer Reizintensität von ca. 30 dB über der Schwelle sollte man mindestens 20 min zwischen den Versuchen warten, um Habituation zu vermeiden. Die erforderliche Wartezeit steigt mit noch höheren Reizintensitäten steil an, daher wird dieser Versuch 40 dB über der Schwelle abgebrochen.

c) **Frequenzabweichreaktion als Funktion der Frequenzdifferenz ΔF .** Der wirksame Frequenzbereich (für positive und negative ΔF -Werte) wird ermittelt bei einer Reizintensität von 20–30 dB über der Schwelle. Selbst sehr kleine Frequenzdifferenzen weit unter 1 Hz sind aufgrund der konstanten Entladungsfrequenz des Fisches noch einstellbar. Die erhaltenen Meßwerte werden in ein Koordinatenkreuz mit ΔF (Hz) als Abszisse und der Reaktion ΔR (Hz) als Ordinate eingezeichnet.

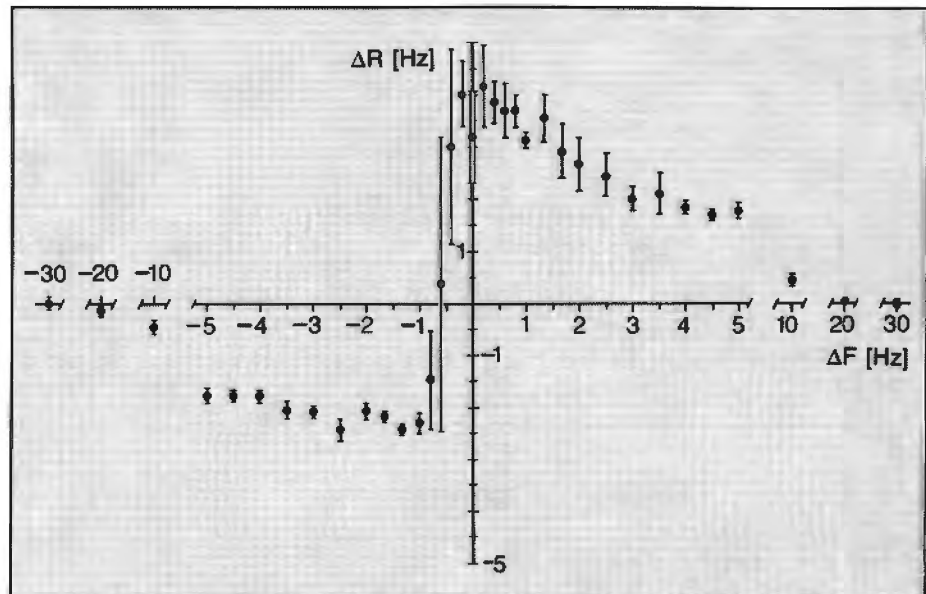
d) **Intensitätskennlinien für höhere Harmonische der Entladungsfrequenz.** In Abb. 2 ist zu sehen, daß die elektrischen Entladungen von *Eigenmannia* Oberwellen enthalten. Wir möchten wissen, ob auf Reize solcher Frequenzen ebenfalls eine Reaktion erfolgt. Hierzu wird genau wie oben („(b) Intensitätskennlinie“) verfahren mit dem Unterschied, daß ΔF auf das Doppelte, Dreifache (usw.) der Fischfrequenz bezogen wird. Sendet der Fisch z. B. bei 400 Hz, so errechnet sich ein $\Delta 2F$ -Reiz (nahe der doppelten Grundfrequenz oder 2. Harmonischen) zu 800 ± 2 Hz (= 798 bzw. 802 Hz), falls $|\Delta F| = 2$ Hz.

4.3.3 Ergebnisse:

a) **Schwellenintensität** für die Frequenzabweichreaktion. Nach *Bullock et al.* (1972) beträgt die Schwelle $0,5 \mu\text{V}_{\text{s-s}}/\text{cm}$. Die Versuchsbedingungen waren ein konstantes ΔF (von vermutlich 3 Hz) durch eine elektronische Frequenzklammer (diese ließ die Reizfrequenz der Fischfrequenz „nachlaufen“, so daß das vorgegebene ΔF dynamisch konstant blieb); die Leitfähigkeit betrug offensichtlich $167 \mu\text{S}/\text{cm}$. Nach eigener Schätzung liegt die Schwelle bei ca. $2 \mu\text{V}_{\text{s-s}}/\text{cm}$. Hierbei waren die Versuchsbedingungen: eine konstante Reizfrequenz bei einem anfänglichen ΔF von 2 Hz, das sich — da keine Frequenzklammer benutzt wurde — während der JAR vergrößerte. Die Leitfähigkeit betrug $100 \mu\text{S}/\text{cm}$.

Diese beiden Werte liegen trotz sehr unterschiedlicher Versuchsdurchführung recht nahe beieinander, insbe-

Abb. 8 Frequenzabweichungsreaktion (ΔR) von *Eigenmannia* in Abhängigkeit von der Frequenzdifferenz eines konstanten Störsignals. ΔR = mittlere Frequenzänderung des Fisches 40–60 s nach Reizbeginn; Mittelwerte ± 1 Standardabweichung aus jeweils 12 Versuchen. ΔF = Differenz zwischen Ruhefrequenz des Fisches und der Störfrequenz (Genauigkeit des eingestellten Wertes: $\pm \frac{1}{2}$ Hz). Intensität des Reizfeldes: $30 \mu V_{s-s}/cm$; Temperatur: $27,4 \pm 0,4^\circ C$; Pausen zwischen den Versuchen: 20 min; Leitfähigkeit: $100 \pm 5 \mu S/cm$. Versuche nur tagsüber



sondere, da die folgenden Bedingungen zu einer Erhöhung des Zahlenwertes der Schwelle führen:

1. Leitfähigkeitsverringern (zumindest unterhalb von $500 \mu S/cm$; Bullock et al. 1972). 2. Konstantfrequentes Reizsignal (ohne Frequenzklammer).

Beide Schwellenwerte sind lediglich Schätzungen. So geringe Spannungswerte können nicht mehr gemessen, sondern nur noch durch Extrapolieren aus einer Eichkurve ermittelt werden.

b) Intensitätskennlinie. Über einen großen Bereich steigt die Antwort (Frequenzabweichungsreaktion) ungefähr linear mit dem Logarithmus der Reizintensität an (ca. 0,1 Hz/dB).

c) Frequenzdifferenz (Abb. 8). Die größten noch wirksamen Absolutwerte von ΔF liegen bei dem für Abb. 8 verwendeten Tier zwischen 20 und 30 Hz, da die Mittelwerte der Reaktionen auf $\Delta F = -20$ Hz ($p < 0,001$) und $\Delta F = +20$ Hz ($p < 0,05$) von Null verschieden erscheinen, diejenigen für $|\Delta F| = 30$ Hz jedoch nicht mehr ($p > 0,05$). Nach den Literaturangaben gänzlich unerwartet war der unsymmetrische Schnittpunkt der ΔR -Kurve mit der Abszisse bei einem ΔF von ca. $-0,6$ Hz. Hier waren positive und negative ΔR -Werte gleich häufig; ein Viertel ($n = 3$) der Reaktionen blieb aus ($|\Delta R| < 0,3$ Hz). Auffällig sind weiterhin höhere Absolutbeträge für positive ΔR -Werte verglichen mit negativen. Aufgrund der oben besprochenen Asymmetrie der Vorzeichenwahl von ΔR erreichte der Fisch aber trotzdem gleiche Frequenzabstände zum Reiz.

Siebzehn weitere Tiere erbrachten keine bessere Übereinstimmung mit den Literaturangaben (Kramer 1987). Nur kleinere, unreife Tiere zeigten deutliche Reaktionen auf positives und negatives ΔF wie in Abb. 8; die Asymmetrie der Reaktionskurven war z. T. noch stärker ausgeprägt. Von den großen, reifen Tieren beantworteten die Weibchen lediglich Reize mit negativem ΔF (wie zu erwarten, mit einer starken Frequenzerniedrigung), Reize mit positivem ΔF waren nahezu wirkungslos. Große Männchen sprachen entweder überhaupt nicht an, oder zeigten eine nur sehr geringe Frequenzabsenkung bei negativem ΔF . Eine schwache Reaktion (bei $-\Delta F$) konnte

jedoch auch bei ihnen erzwungen werden durch eine kräftige Erhöhung der Reizintensität.

Diese Ergebnisse zeigen, daß gerade auch mit einer vergleichsweise einfachen Versuchsanordnung noch so manches zu entdecken ist, was der Forschung neue Anregungen geben kann.

d) Intensitätskennlinien für höhere Harmonische: Für jede nächsthöhere Harmonische muß mit einer Erhöhung der Schwellenintensität um 10–20 dB gerechnet werden; außerdem werden die Kurven flacher (geringere Antwortzunahme pro dB Reizintensitäts-Zunahme).

5 Weiterführende Arbeiten

5.1 JAR auf subharmonische Reize

Wir haben in Versuch 3d gesehen, daß auch Signalfrequenzen nahe einer Oberwelle der Entladungen von *Eigenmannia* die JAR auslösen. Besonders gut gelang dies mit einer Reizfrequenz nahe der doppelten Entladungsfrequenz ($2\Delta F$). *Eigenmannia* kann in ihrer natürlichen Umwelt aber auch auf Fische ihrer eigenen oder einer anderen Art treffen, deren Entladungsfrequenzen sich nahe ihrer halben (oder, für andere Arten, nahe $1/3$ oder $1/4$) Frequenz befinden. Wir möchten daher wissen, ob solche sog. subharmonischen Reize ebenfalls eine JAR auslösen. Wir werden feststellen, daß subharmonische Sinusreize keine Reaktion auslösen (Bullock et al. 1972; Heiligenberg et al. 1978; Kramer 1985 b). Gilt dies auch für (1) die Rechteckfunktion, (2) die Dreiecks- und (3) die Rampen- (Sägezahn-) Funktion, jeweils bei $\frac{1}{2}\Delta F$ und $\frac{1}{3}\Delta F$? Vergleiche die Ergebnisse mit denen in Kramer (1985 b).

5.2 Störung der Elektroortung mit konstantem ΔF

Wir wollen natürlich auch wissen, ob man immer von der JAR-auslösenden Wirkung eines bestimmten Reizes auf ein beeinträchtigtes Elektroortungsvermögen schließen kann. (Literatur: Heiligenberg 1977). Bei konstanter Reizfrequenz müßte der Fisch nach einer JAR wieder orten können. Ist er dazu aber auch dann noch in der Lage, wenn wir ΔF konstant halten?

Wir können ΔF entweder von Hand — ungefähr — konstant halten (wieder unter Ausnutzung der Schwebungsfrequenz am Oszilloskop), oder — besser — diese Aufgabe einer elektronischen Steuerung oder einem kleinen Computer überlassen (s. 5.3).

5.3 Rechnergesteuertes Experiment

Die der Abb. 8 zugrundeliegenden Versuche wurden programmgesteuert unter der Kontrolle eines kleinen Rechners durchgeführt. Die folgenden Hinweise sollen einen unter vielen möglichen Wegen zum Aufbau einer solchen programmgesteuerten Versuchsanord-

nung geben. Zwar ist der hier vorgeschlagene Weg nicht der allerbilligste, dafür ist er aber auch für technische Laien noch realisierbar. (Welche erstaunlichen Leistungen Hobby-Programmierer erbringen können, wird z. B. an so mancher Rechner-gesteuerten Spielzeug-Eisenbahnanlage sichtbar.)

Sie benötigen einen handelsüblichen Heim- (oder „Personal“) Computer mit einer digitalen Schnittstelle (z. B. dem sog. IEC-Bus) zum Anschluß eines Frequenzzählers und eines programmierbaren Reizgenerators, die beide über die gleiche Schnittstelle verfügen müssen. Nun erarbeiten Sie ein Computer-Programm (z. B. in BASIC oder PASCAL), das dem Rechner Anweisungen erteilt für die folgenden Aufgaben: 1. Ablesen der Entladungsfrequenz vom Frequenzzähler in festen Zeitintervallen (z. B. 2mal pro Sekunde). 2. Errechnen der Reizfrequenz und Einstellen des Reizgenerators. 3. Anlegen der Reizspannung an die Reizelektroden (Relais-Steuerung). 4. Nach Versuchsende: Wegnehmen der Reizspannung von den Reizelektroden.

Mit diesem (oder einem entsprechenden) Aufbau können Sie auch ΔF konstant halten, indem Sie die Reizfrequenz der Fischfrequenz nachführen. Hierzu müssen Sie nur im Computer-Programm die Punkte 1 und 2 zwischen 3 und 4 nochmals einfügen und für die Reizdauer ständig in einer Programmschleife wiederholen lassen. Mit konstantgehaltenem ΔF steht Ihnen eine Vielzahl weiterer Versuche offen (s. z. B. 5.1 und 5.2). Sie können auch das für die Auslösung der JAR wirksamste ΔF ermitteln (s. Bullock et al. 1972).

Literatur

- [1] Bennett, M. V. L.: Electric organs. In: Fish physiology, vol. V. Hoar, W. S. und Randall, D. J. (Hrsg.), S. 347—491. Academic Press, London/New York (1971)
- [2] Bullock, T. H., Electoreception. Ann. Rev. Neurosci. 5, 121—170 (1982)
- [3] Bullock, T. H., Hamstra, R. H., Jr. und Scheich, H.: The jamming avoidance response of high frequency electric fish. I and II. J. Comp. Physiol. 77, 11—48 (1972)
- [4] Bullock, T. H. und Heiligenberg, W. (Hrsg.): Electoreception. John Wiley & Sons, New York/Chichester/Brisbane/Toronto/Singapore (1986)
- [5] Bullock, T. H. und Northcutt, R. G.: A new electoreceptive teleost: *Xenomystus nigri* (Osteoglossiformes: Notopteridae). J. Comp. Physiol. 148, 345—352 (1982)
- [6] Enger, P. S. und Szabo, T.: Effect of temperature on the discharge rates of the electric organ of some gymnotids. Comp. Biochem. Physiol. 27, 625—627 (1968)
- [7] Habersetzer, J.: Adaptive echolocation sounds in the bat *Rhinopoma hardwickei*. A field study. J. Comp. Physiol. 144, 559—566 (1981)
- [8] Hagedorn, M. und Heiligenberg, W.: Court and spark: electric signals in the courtship and mating of gymnotoid fish. Anim. Behav. 33, 254—265 (1985)
- [9] Heiligenberg, W.: Principles of electrollocation and jamming avoidance in electric fish (Studies of Brain Function, vol. 1). Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg/New York (1977)
- [10] Heiligenberg, W.: The jamming avoidance response in the weakly electric fish *Eigenmannia*. A behavior controlled by distributed evaluation of electoreceptive afferences. Naturwissenschaften 67, 499—507 (1980)
- [11] Hopkins, C. D.: Sex differences in electric signaling in an electric fish. Science 176, 1035—1037 (1972)

- [12] Hopkins, C. D.: Electric communication: functions in the social behavior of *Eigenmannia virescens*. Behav. 50, 270—305 (1974)
 - [13] Knudsen, E. I.: Behavioral thresholds in high frequency electric fish. J. Comp. Physiol. 91, 333—353 (1974)
 - [14] Kramer, B.: Electric and motor responses of the weakly electric fish *Gnathonemus petersii* (Mormyridae), to play-back of social signals. Behav. Ecol. Sociobiol. 6, 67—79 (1979)
 - [15] Kramer, B.: Elektrokommunikation bei Fischen: reizwellenformabhängige Reaktionen bei *Eigenmannia* (Gymnotiformes, Teleostei) — ein Modell für intraspezifische Kommunikation? Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1983, 170
 - [16] Kramer, B.: Kommunikation mit elektrischen Signalen bei Fischen. In: Verhaltensbiologie (2. Auflage). Franck, D. (Hrsg.). Deutscher Taschenbuch Verlag/Georg Thieme-Verlag, Stuttgart/New York (1985 a)
 - [17] Kramer, B.: Jamming avoidance in the electric fish *Eigenmannia*: Harmonic analysis of sexually dimorphic waves. J. exp. Biol. 119, 41—69 (1985 b)
 - [18] Kramer, B.: The sexually dimorphic jamming avoidance response in the electric fish *Eigenmannia* (Teleostei, Gymnotiformes). J. exp. Biol. 130, 39—62 (1987)
 - [19] Kramer, B., Tautz, J. und Markl, H.: The EOD sound response in weakly electric fish. J. Comp. Physiol. 143, 435—441 (1981)
 - [20] Kramer, B. und Weymann, D.: A microprocessor system for the digital synthesis of pulsed and continuous discharges of electric fish (or animal vocalizations). Behav. Brain Res. 23, 167—174 (1987)
 - [21] Kramer, B. und Zupanc, G. K. H.: Conditioned discrimination of electric waves differing only in form and harmonic content in the electric fish, *Eigenmannia*. Naturwissenschaften 73, 679—680 (1986)
 - [22] Larimer, J. L. und MacDonald, J. A.: Sensory feedback from electoreceptors to electromotor pacemaker centers in gymnotids. Amer. J. Physiol. 214, 1253—1261 (1968)
 - [23] Lissmann, H. W.: Electric location by fishes. Scientific American, März 1963, S. 206—215
 - [24] Machemer, H.: Übungen zur Elektrophysiologie tierischer Zellen und Gewebe. VCH Verlagsgesellschaft, Weinheim (1987)
 - [25] Neher, E.: Elektronische Meßtechnik in der Physiologie. Springer Verlag, Berlin/Heidelberg/New York (1974)
 - [26] Scheich, H.: Biophysik der Elektorezeption. In: Biophysik (2. Auflage). Hoppe, W., Lohmann, W., Markl, H. und Ziegler, H. (Hrsg.), S. 791—805. Springer Verlag, Berlin/Heidelberg/New York (1982)
 - [27] Sioli, H.: Amazonien. Grundlagen der Ökologie des größten tropischen Waldlandes. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, Stuttgart (1983)
 - [28] Watanabe, A. und Takeda, K.: The change of discharge frequency by A. C. stimulus in a weak electric fish. J. exp. Biol. 40, 57—66 (1963).
- Zur historischen Bedeutung elektrischer Fische für die Entwicklung der Elektrizitätslehre und die Elektrophysiologie siehe: Wu, C. H.: Electric fish and the discovery of animal electricity. American Scientist 72, 598—607 (1984)
- Zimmermann, H.: Die elektrischen Fische und die Neurobiologie: über die Bedeutung einer naturgeschichtlichen Kuriosität für die Entwicklung einer Wissenschaft. Funkt. Biol. Med. 4, 156—172 (1985)

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. B. Kramer, Zoologisches Institut der Universität Regensburg, Universitätsstraße 31, 8400 Regensburg

Das Messen und Aufzeichnen von Signalen mit dem Oszilloskop

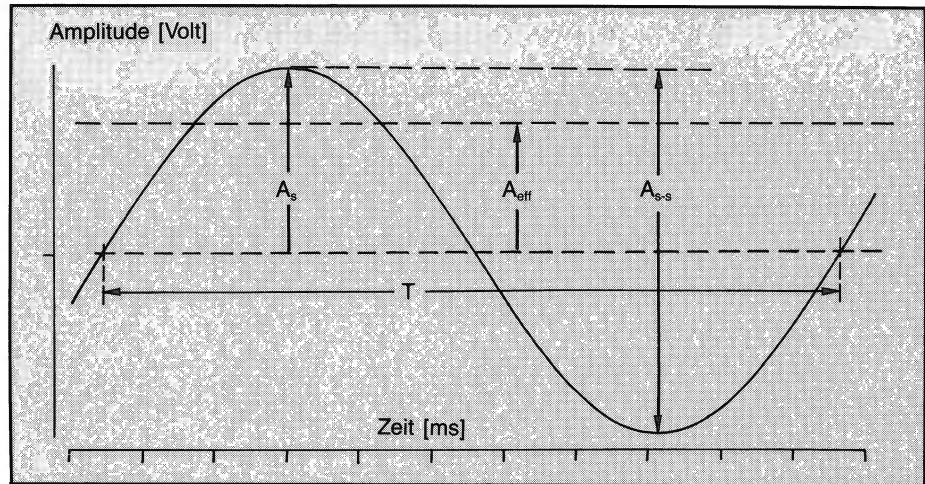
Von Bernd Kramer

Oszilloskope sind unentbehrliche Handwerkszeuge der Physiologen und — nicht selten — der Ethologen. Um elektrische Entladungen von Fischen zuverlässig messen zu können, müssen wir sie in geeigneter Weise auf dem Bildschirm sichtbar machen.

1 Darstellung des Signals auf dem Bildschirm

Bei geerdetem Oszilloskop-Eingang und schwächster Verstärkung stellen wir den Strahl auf die Mittellinie ein (= elektrisch Null). Der Eingangsschalter des

Abb. 1 Eine Periode (T) einer Sinus-Schwingung mit 3 gebräuchlichen Amplitudenmaßen. A_s = Spitzenamplitude, A_{s-s} = Spitzen-Spitzenamplitude, A_{eff} = Effektivwert



Oszilloskops wird auf AC (= alternating current, Wechselstrom) gestellt, damit dem Signal überlagerte Gleichspannungskomponenten (z. B. aus dem Vorverstärker oder von den Elektroden) weggefiltert werden. Nun wird die Erdung des Eingangs aufgehoben und das Signal so weit verstärkt, daß es den Schirm fast ausfüllt. Bei einem periodischen Signal — wie den Entladungen der Fische — triggern wir auf einen Nulldurchgang des Signals, z. B. der Flanke von negativ nach positiv. Der Nulldurchgang ist in der Regel der Zeitpunkt des steilsten Signalanstiegs. Bei einer Änderung der Verstärkung muß bei vielen Oszilloskopen die Nullpunkts-Einstellung nachjustiert werden.

2 Frequenzmessung

Am Oszilloskop bestimmen wir die Periodendauer T eines periodischen Signals als die kürzeste Zeit zwischen zwei Nulldurchgängen gleicher Flanke (Abb. 1). Um eine möglichst hohe Meßgenauigkeit zu erreichen, wählen wir die Zeitablenkung so, daß die Ablesestrecke möglichst groß ist. Die gleiche Genauigkeit erreichen Sie auch, wenn Sie über mehrere Perioden ablesen und die abgelesene Zeit durch die Anzahl der Perioden teilen.

Die Frequenz F (in Hertz) errechnet sich aus dem Kehrwert der Periodendauer T (in Sekunden):

$$F = 1/T \text{ (Hz)}$$

Selbst wenn Sie über einen hochgenauen elektronischen Frequenzzähler verfügen, sollten Sie doch die Größenordnung des Meßergebnisses am Oszilloskop nachkontrollieren, da eine Überlagerung des Signals durch Störspannungen leicht zu völlig falschen Ergebnissen am Frequenzzähler führen kann.

3 Signalamplitude

Einfacher als mit einem Oszilloskop gelingt die Messung von Signalamplituden mit einem Voltmeter. Ein solches Gerät zeigt aber nur bei sinusförmigen Spannungsverläufen korrekte Meßwerte an. Signale beliebiger Spannungsverläufe können mit einem Oszilloskop gemessen werden.

Signalamplituden werden verwirrenderweise auf dreierlei Weise angegeben (s. Abb. 1):

1.: *Spitzenamplitude* = Scheitelwert A_s

2.: *Spitzen-Spitzenamplitude* A_{s-s}

3.: *Effektivwert* $A_{eff} = A_s/\sqrt{2}$ (diese Beziehung gilt nur für die Sinusfunktion). Der Effektivwert A_{eff} ist daher das ca. 0,7fache von A_s bzw. das ca. 0,35fache von A_{s-s} bei sinusförmigem Spannungsverlauf.

Bei sinusförmigen Signalen ist es gleichgültig, welches dieser Amplitudenmaße Sie verwenden, nur dürfen Sie die Kennzeichnung nicht vergessen. Falls Sie einen Vorverstärker verwenden, müssen Sie den am Oszilloskop gemessenen Wert noch durch den Vorverstärkungsfaktor teilen.

Häufig wird die Amplitude eines Signals in Dezibel (dB) angegeben. Die Intensität I eines Signals der Amplitude A_x ist ein Verhältnismaß gegenüber einem Bezugswert A_0 :

$$I = 20 \cdot \log_{10} A_x/A_0 \text{ (dB)}$$

Als Bezugswert A_0 wird häufig die Schwellenintensität einer Reaktion gewählt, so z. B. die Hörschwelle des Menschen für die Skala des Schalldruckpegels. Der Nullpunkt dieser Skala gibt daher die Hörschwelle an.

4 Registrierung

Den Zeitverlauf des Signals halten wir am besten fotografisch fest. Besonders leicht gelingt dies mit einem Speicheroszilloskop. Sie benötigen hierzu eine Spiegelreflexkamera, Stativ, Drahtauslöser und ggf. Zwischenringe, damit Sie den Bildschirm formatfüllend darstellen können. Die erforderliche Blende ermitteln Sie entweder mit dem Belichtungsmesser oder durch Belichten eines Probefilms mit verschiedenen Blendenstufen.

Jedoch auch mit einem gewöhnlichen Oszilloskop, das die Möglichkeit zum Speichern des Signals nicht besitzt, ist eine fotografische Registrierung ohne weiteres möglich. Wollen Sie einen einzigen Signalüberlauf fotografieren, so verdunkeln Sie hierzu den Raum und lösen einen Signalüberlauf („single sweep“) bei geöffnetem Kamera-Verschluß („B“ oder „T“) aus. Den richtigen Blendenwert ermitteln Sie durch Belichtung eines Probefilms.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. B. Kramer, Zoologisches Institut der Universität Regensburg, Universitätsstraße 31, 8400 Regensburg